Institut royal des Sciences naturelles de Belgique	Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen
BULLETIN	MEDEDELINGEN
Tome XXXVI, n° 18 Bruxelles, février 1960.	Deel XXXVI, nr 18 Brussel, februari 1960.

QUELQUES REMARQUES SUR LA COMPOSITION SEGMENTAIRE DE LA TETE DES INSECTES.

I. — Variations de la capsule céphalique, de la larve à l'adulte, chez quelques insectes mécoptéroïdes,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

L'éminent entomologiste américain R. E. SNODGRASS a formulé, en divers écrits (1928, 1932, 1935, 1947), d'expresses réserves quant aux possibilités de retrouver sur une capsule céphalique d'adulte ou de larve les limites des segments embryonnaires. Les diverses « sutures » ou lignes de démarcation que l'on trouve exprimées en l'exocrâne — à part peut-être la postoccipitale — n'auraient, selon R. E. SNODGRASS, rien à voir avec de vraies limites segmentaires, ne s'étant développées que postérieurement à l'effacement de celles-ci. Vouloir attribuer quand même à ces sutures une valeur intersegmentaire et prétendre les retrouver comme telles d'un type à l'autre de capsule céphalique serait se forcer à admettre, par rapport à elles, un déplacement de certaines attaches musculaires, déplacement que les observations réalisées en d'autres régions du corps rendent peu vraisemblable.

G. F. FERRIS (1944, pp. 79 et sv.) croit cependant à de telles modifications. Des déplacements secondaires, observe-t-il, sont possibles puisque la mise en relation des muscles, dérivés mésodermiques, et du squelette, d'origine ectodermique, ne s'effectue elle-même que secondairement. Ces déplacements, dans le cas de certains muscles céphaliques, sont inévitables puisque, du fait de la céphalisation ou plutôt des modes de céphalisation particuliers aux divers types morphologiques, une portion exocranienne propre à tel segment déterminé peut se réduire à l'extrême. Alors, dit

G. F. FERRIS, il faut bien que certains muscles dont le rôle fonctionnel reste important émigrent sur un segment voisin.

Tels sont, je crois, brièvement exprimés, les « principes » auxquels se réfèrent G. F. FERRIS et ses élèves lorsqu'ils interprètent la capsule céphalique. Quelle que soit l'estime que m'inspirent leurs remarquables travaux, j'avoue être peu porté à adopter les mêmes points de vue. Il n'est nullement évident que la diversité d'origine de la musculature et du squelette externe rende plus labiles, d'un type morphologique à l'autre, leurs relations mutuelles.

Il est bien plus probable que, si l'on expérimentait comme le font les spécialistes de l'embryologie causale, la fixité en question serait trouvée directement proportionnelle à l'étroitesse des relations qui font du muscle et de la pièce squelettique — instruments actif et passif de la motilité — une seule et même unité fonctionnelle.

Ces relations apparaîtront, il est vrai, moins étroites et, partant, leur fixité a priori sera trouvée plus sujette à caution si l'on s'adresse à la région antérieure de la tête, le « protocephalon » de R. E. SNODGRASS (1928, p. 20), dont les trois segments chez un embryon d'Insecte — ou même d'Arthropode quelconque, donc à partir d'un moment phylétique extrêmement reculé — ne se montrent plus séparés l'un de l'autre. Les barrières intersegmentaires n'étant pas plus effectives chez l'embryon, on trouverait moins étonnant que l'attache de certains muscles protocéphaliques de l'adulte puissent se trouver en dehors de leur segment propre.

C'est ce qui a contribué à rendre assez confuse la discussion autour de la suture « clypéofrontale » que G. F. FERRIS considère comme marquant exactement sur la face la limite entre les deuxième et troisième segments protocéphaliques, une opinion jugée d'autant moins admissible par R. E. SNODGRASS que des muscles pharyngiens et labraux apparemment les mêmes sont, chez certains insectes, attachés au-delà de la suture alors que chez d'autres ils sont en deçà.

Pour savoir si les muscles se sont secondairement déplacés par rapport à la suture ou si une suture s'est secondairement développée, tantôt ici tantôt là, indépendamment de la segmentation primitive, le mieux est sans doute de tenir compte de tous les déplacements auxquels participent les divers organes voisins dès le début de l'organogenèse.

* * *

Les recherches auxquelles je me suis livré jusqu'ici ne portent toutefois encore que sur le développement postembryonaire de la tête d'un Trichoptère : *Stenophylax latipennis* CURTIS. Mais cette évolution chez un Insecte holométabolique n'est, spécialement en ce qui concerne la tête, que la reprise, d'une certaine façon, et l'achèvement d'un modelage qui, à l'éclosion, est encore très éloigné de son terme.

Les adaptations particulières auxquelles prête l'écart larvaire influencent sans doute le sens selon lequel s'effectue ce travail d'achèvement. Les relations de croissance entre muscles, squelettes et organes voisins n'en sont pas pour cela essentiellement modifiées, et il semble qu'on peut en tirer au moins certaines indications pour la solution du problème agité ici.

On me permettra donc de faire état, en même temps que des données puisées dans la littérature, des observations d'ailleurs très simples que j'ai effectuées sur *Stenophylax latipennis*, Holométabole dont il est particulièrement aisé de définir les conditions du passage de la tête larvaire à celle de nymphe et d'adulte (1).

De forme générale rappelant celle d'une pyramide tronquée inversée, la capsule céphalique de l'adulte de *S. latipennis* (fig. 1 a) porte latéralement deux gros yeux (OE) composés chacun de plus de deux mille facettes hexagonales contiguës, et recouvrant presque totalement les côtés de la tête. Sa face est à peu près entièrement constituée par un sclérite (CL) à la face interne duquel s'attachent uniquement des muscles cibariaux et qui est, par conséquent, selon R. E. Snodgrass (1935, p. 127), un clypeus. C'en est un tout aussi bien pour G. F. Ferris (1943, pp. 9-11), puisque le sclérite est délimité sur ses côtés et vers l'arrière par un pli (pli clypéofrontal : PCF) en U inversé, qui, passant en avant des yeux et des antennes, aboutit de chaque côté à une paire de petites invaginations (ITV) correspondant aux bras antérieurs ventraux du tentorium. Sur les côtés et en arrière du pli clypéofrontal, s'attachent des muscles pharyngiens; la région à laquelle ils appartiennent représente donc, selon le premier auteur cité (1947, p. 46), le front (FR). C'est ce que G. F. Ferris (loc. cit., p. 11) appelle « la région faciale du segment antennaire ». Effectivement, cette région porte les antennes (AN), et aussi l'ocelle médian (OM). Sur sa face interne devraient également s'attacher, d'après R. E. Snodgrass (1935, p. 127; 1947, p. 46), les muscles rétracteurs du labre. Mais cet organe est ici fortement réduit (LB), et je n'ai pu trouver trace d'une musculature correspondante (2).

Egalement sur le front, derrière les antennes et sur leur membrane articulaire (fig. 1 b), se trouve une paire de sclérites minuscules (ITD) au niveau desquels s'attachent les branches antérieures dorsales du tentorium. A partir de l'ocelle médian s'étend vers l'arrière, jusqu'au cou, un pli médian longitudinal ou pli coronal (PCR). De part et d'autre de celui-ci, entre les yeux composés, se trouvent les ocelles latéraux (OL). Devant ceux-ci et en arrière de l'ocelle médian, s'étend un repli transversal en V très ouvert (PPF), qui coupe le pli coronal et s'étend de part et d'autre entre les yeux composés et les antennes. C'est le pli postfrontal, qui constitue la limite postérieure du front et sépare, ainsi que

(1) Je remercie vivement M. le Prof. F. Carpentier (Liège), dont les suggestions et critiques m'ont beaucoup aidé pour la mise au point, longtemps retardée, de cette note.

(2) Il faut noter que, d'après les travaux de R. E. Snodgrass (1935) et J. B. Schmitt (1938), les Lépidoptères adultes semblent bien être également dépourvus des muscles moteurs du labre réduit.

R. E. SNODGRASS l'a montré (1947, p. 45 : « arms of the cleavage line »), la musculature mandibulaire de celle qui est clypéofrontale.

En arrière du pli postfrontal se trouvent, comme je l'ai dit, les ocelles latéraux. La région qui les porte correspond à l'ensemble du vertex et de l'occiput des anciens auteurs.

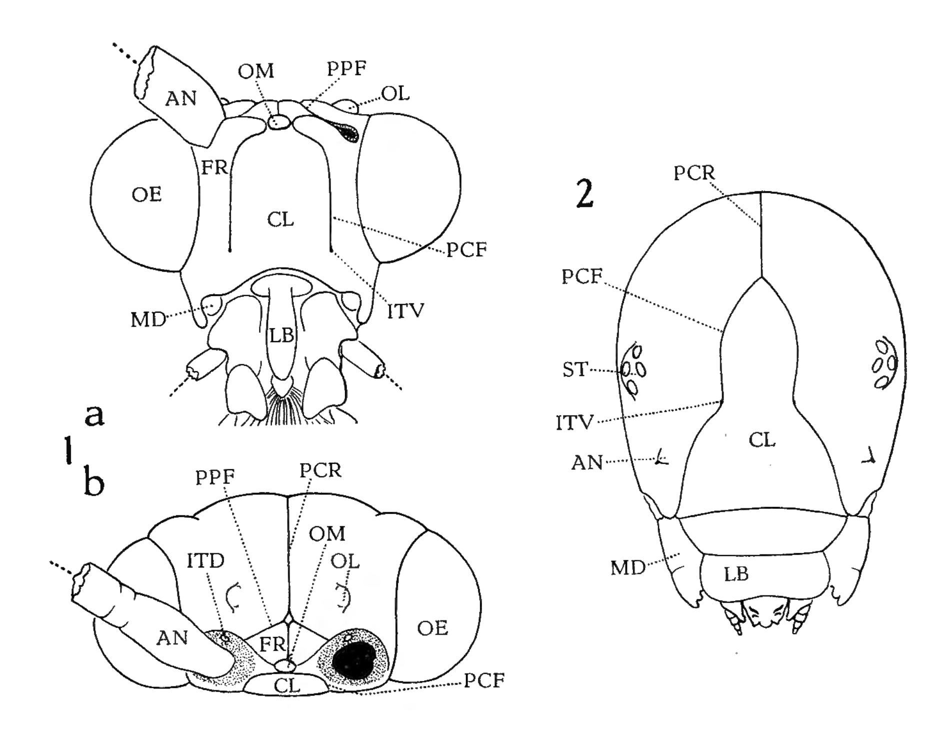


Fig. 1-2. — *Stenophylax latipennis* CURTIS (Trichoptère), capsule céphalique.

1. — Imago. a. Vue de face. b. vue de dessus.

En raison du peu de développement des mandibules (MD) et des muscles qui les meuvent, les structures oculo-antennaires [yeux (OE), ocelles médian (OM) et latéraux (OL) et front (FR)] ont pu prendre un développement particulier. Le pli postfrontal (PPF) est distinct du pli clypéofrontal (PCF).

2. — Larve, vue de face.

L'extrême développement des mandibules (MD) et des muscles qui les meuvent a entraîné la réduction des structures oculo-antennaires [antennes (AN), yeux (ST)] ou même leur suppression (front, ocelles). Le pli postfrontal n'est pas distinct du pli clypéofrontal (PCF).

Ayant ainsi défini les différentes parties de la capsule céphalique de l'adulte, nous pouvons lui comparer celle de la larve (fig. 2). Le crâne de celle-ci est plus allongé, légèrement ovoïde et déprimé. Les yeux (ST) sont de taille réduite, comportant seulement chacun un groupe de six stemmates portés par une protubérance commune. Les antennes (AN)

sont presque inexistantes, situées très près des articulations mandibulaires antérieures. Il n'y a pas d'ocelles médian et latéraux, ni apparemment de pli postfrontal. La face est presque entièrement occupée par un sclérite subtriangulaire, étranglé en son milieu (CL), que délimite sur ses côtés et vers l'arrière un pli ou « suture » (PCF) qui passe entre les antennes et sur les invaginations antérieures ventrales du tentorium, pour se terminer de part et d'autre devant les articulations mandibulaires antérieures. Il doit s'agir, par conséquent, selon G. F. FERRIS (loc. cit.) du pli clypéofrontal, et le sclérite facial doit donc être le clypéus. Mais ce sclérite ne porte pas que les muscles cibariaux, mais également ceux du labre : selon R. E. SNODGRASS (1947, p. 33), il doit donc être un frontoclypeus ou, mieux, un apotome clypéofrontal.

Que signifie cependant l'absence d'ocelle médian ? Il est bien compréhensible qu'il fasse défaut si, comme G. F. FERRIS (1943) et E. F. COOK (1943) l'affirment, la région exocranienne qui normalement le supporte — c'est-à-dire le front considéré comme la portion faciale du segment antennaire — manque elle aussi. L'absence de front peut, à mon avis, être semblablement conçue comme constituant la cause déterminante de la position très basse des rudiments antennaires.

Selon les deux auteurs cités ci-dessus, l'absence du front peut être déduite aussi des lignes que l'on trouve imprimées dans le crâne. Mais alors, si, comme le montre R. E. SNODGRASS (1935, 1947), les insertions musculaires ne restent pas, dans tous les cas, dans les mêmes positions relativement aux « sutures », sont-ce les premières ou les secondes qui se sont déplacées secondairement ? R. E. SNODGRASS (loc. cit.) croit au déplacement des sutures; l'école de G. F. FERRIS à celui des muscles. On pourrait discuter longtemps !

En ce qui concerne l'absence du front, je crois pouvoir l'admettre d'après des arguments plus décisifs. En examinant les figures 3 et 4, on peut voir tout d'abord que, si les muscles mandibulaires abducteurs (MAB) sont sensiblement les mêmes chez les stades larvaires et imaginal, les adducteurs (MAD), par contre, sont beaucoup plus développés chez la larve que chez l'adulte. N'occupant plus chez celui-ci que l'arrière de la capsule céphalique, chez la larve ils se sont développés jusqu'au voisinage immédiat du sclérite facial. Ceci peut déjà être mis en rapport avec l'absence d'ocelles au stade larvaire.

Ensuite, on constate que les bras antérieurs dorsaux du tentorium (TAD) sont, chez l'adulte, largement séparés des bras antérieurs ventraux (TAV). Si nous cherchons à retrouver les mêmes bras chez la larve, nous trouvons en fait uniquement deux petits bras tous deux antérieurs, l'un supérieur, l'autre inférieur. L'idée vient à l'esprit que la petite branche supérieure doit être l'homologue, encore rudimentaire et de position très basse chez la larve, du long bras dorsal de l'adulte. A. NIELSEN, le savant trichoptérologiste danois, est d'ailleurs exactement de cette opinion (1942, p. 271). J'ajoute que le grand bras dorsal de l'adulte et le petit bras supérieur de la larve semblent n'exister l'un comme

l'autre que dans la seule famille des *Limnophilidae* (3). Il est donc logique de croire que l'un est le dérivé et l'extension de l'autre, et que, corrélativement à cela, la région de l'exocrâne dont dépend le bras dorsal — c'est-à-dire le front — prend chez l'adulte un développement qu'il n'a pas encore acquis chez la larve.

L'étude de la poussée de l'antenne imaginale sous la cuticule d'une vieille larve est aussi à ce sujet très instructive.

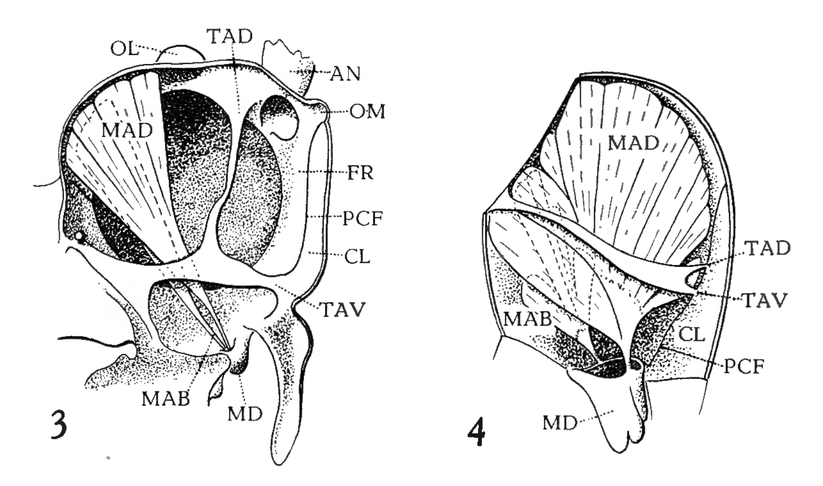


Fig. 3-4. — *Stenophylax latipennis* CURTIS (Trichoptère), tentorium et musculature mandibulaire. Vue latérale de la moitié gauche.

3. — Adulte. 4. — Larve.

Les bras antérieurs dorsaux du tentorium (TAD), proches des ventraux (TAV) chez la larve, sont écartés chez l'adulte. Corrélativement, les muscles mandibulaires adducteurs (MAD) qui chez la larve sont très puissants et s'étendent jusque tout contre le clypeus (CL), sont, chez l'adulte, restreints à l'arrière de la capsule céphalique. En avant d'eux a pu ainsi se développer le front (FR) qui manque chez la larve.

L'antenne de l'adulte — quoi qu'on en ait pensé parfois jadis (4) — n'est pas autre chose que le résultat d'une brusque et considérable poussée, à partir de la base, de l'infime antenne de la larve. Mais, en même temps, la base de l'organe se déplace au cours de ce développement. Elle monte graduellement, du niveau très bas qu'elle occupait à proximité de l'articulation antérieure de la mandibule, pour arriver en fin de compte tout en haut de la tête, position qu'elle occupe chez la Phrygane adulte. Ce déplacement de la base de l'antenne n'est possible évidemment que si l'hypoderme décollé sous la cuticule larvaire s'étend lui-même dans le sens du déplacement. En fait, il se produit d'abord un repli vers l'intérieur

(3) Signalé pour les larves par A. NIELSEN (loc. cit.).
(4) G. ZADDACH (1854).

et ce repli se développe, remarquons-le, le long et au-delà de la « suture » qui délimite le sclérite facial de la larve. Lorsque la nymphe rejette la cuticule larvaire, le repli peut se déployer et c'est ainsi que le front de l'adulte apparaît, semblant n'avoir rien de commun avec le sclérite facial larvaire, qui serait donc uniquement clypéal.

La distinction originale du front et du clypeus est postulée par l'école de G. F. Ferris, qui attribue l'un au segment préantennaire, et l'autre à l'oculo-antennaire. Mais une grosse difficulté se présente à ce sujet, des muscles du pharynx et du labre (dont il a été antérieurement déjà question ici) étant attachés au clypeus larvaire, alors que par ailleurs ces muscles, d'après R. E. Snodgrass (1947), sont typiquement frontaux. Pour s'expliquer ceci, on pourrait s'imaginer, avec E. F. Cook (1944), que ces muscles n'ont trouvé chez la larve, au cours de leur embryogenèse, à s'attacher que sur le clypeus, aussi près que possible de la région où pourrait se trouver le front ici manquant. R. E. Snodgrass se refuserait probablement à admettre pareil déplacement puisque, selon sa remarque (1935, p. 316), si, chez les Diptères adultes, c'est le clypeus qui porte les muscles rétracteurs du labre, ce n'est que par exception à une règle générale chez les insectes.

Ceci appelle une brève digression.

Chez un Holométabole, dont la larve n'a pas de front et possède donc des muscles « clypéaux » du labre, l'adulte ne peut qu'avoir également des muscles clypéaux du labre, ou n'en pas avoir du tout. Sinon, il faudrait admettre au cours de la métamorphose une migration beaucoup moins vraisemblable que la migration apparente qui s'est produite au cours de l'embryogenèse. Or, les muscles du labre des larves de Diptères étant clypéaux (5), leur position chez les adultes, pour être exceptionnelle, n'a rien d'inattendu.

Il serait d'un certain intérêt de savoir ce qui s'est produit chez les adultes des holométaboles dont les muscles du labre sont restés frontaux chez la larve. C'est, semble-t-il, le cas chez les Lépidoptères (R. E. Snodgrass, 1935; E. F. Cook, 1944); malheureusement, comme je l'ai déjà dit, les adultes sont dépourvus de muscles du labre, celui-ci étant fortement réduit.

On pourrait tout aussi bien s'imaginer que le labre est mu en principe par des muscles frontaux et des muscles clypéaux distincts, les premiers subsistant seuls dans la majorité des cas, les seconds seuls chez les larves holométaboliques et les Diptères adultes. Nos connaissances actuelles sur la musculature céphalique sont encore trop fragmentaires pour pouvoir confirmer ou infirmer cette hypothèse.

De toute façon, la présence de muscles cibariaux attachés sur le sclérite facial de la larve de Trichoptère n'empêche pas de considérer ce sclérite comme uniquement clypéal.

(5) Cfr. E. F. Cook, 1944, p. 7.

Il convient maintenant de rechercher pourquoi cette larve n'a pas de front.

Est-il vrai qu'un front n'a pu se développer du fait de la poussée d'une ou deux des régions voisines ? E. F. COOK (loc. cit., p. 16) l'envisage pour les larves holométaboliques d'une manière générale, les régions empiétant sur l'espace occupé en principe par le front pouvant être soit le clypeus, soit les « lobes oculaires » (6), soit l'un et les autres.

Mais alors, chez ma larve de Trichoptère, pourquoi les yeux composés prennent-ils au contraire si peu de développement, et pourquoi les ocelles latéraux manquent-ils ? A mon avis, cette réduction des régions oculo-antennaires est à mettre en rapport avec le fort développement, déjà signalé antérieurement, des muscles mandibulaires.

Cette corrélation persiste d'ailleurs jusque chez l'adulte, où l'on peut voir que la musculature mandibulaire est réduite, laissant place à un plein épanouissement des régions qui portent des organes sensoriels.

On peut donc dire qu'il s'est établi chez le Trichoptère une proportionnalité inverse entre le développement des formations mandibulaires, et celui des structures antennaires et oculaires. Les mandibules, particulièrement nécessaires à une larve qui débite énormément de nourriture, sont, à ce stade, bien développées et pourvues d'une musculature puissante. Au moment de la métamorphose, leur potentiel étant sans doute épuisé, elles se réduisent tandis que se développent les organes sensoriels : yeux, ocelles, antennes, nécessaires à l'adulte pour la direction de son vol. Autrement dit, à la nymphose, la proportionnalité entre les structures mandibulaires d'une part, les structures oculo-antennaires d'autre part, est inversée.

* * *

Cette notion, déjà plausible par elle-même, se confirme si on l'étend à d'autres Holométaboles à tête plus ou moins comparable à celle du Trichoptère.

Les données de la littérature auxquelles on peut recourir à cet égard ne sont pas très nombreuses. On en trouve cependant de très utiles, par exemple sur la tête des Lépidoptères et sur celle d'un Névroptère au sens large : *Sialis*. Chez les formes larvaires de ces insectes, le tracé du pli clypéofrontal est fort semblable à celui de la larve de Trichoptère étudiée ci-dessus (7), et la comparaison sera facilitée.

Chez un Lépidoptère adulte (fig. 5), la capsule céphalique est de structure très semblable à celle des Trichoptères, sauf qu'elle est dépourvue d'ocelle médian, et parfois même d'ocelles latéraux (8). Chez la larve également (fig. 6), la tête rappelle celle des Phryganes. Elle est cependant

(6) C'est-à-dire les régions, situées entre le front et le segment mandibulaire, qui portent les yeux composés (G. F. FERRIS, 1943, pp. 11-12); elles correspondent aux « pariétaux » de G. C. CRAMPTON (1921) (G. F. FERRIS, 1942, p. 42).

(7) R. E. SNODGRASS a montré (1947) que ce n'est pas toujours le cas.

(8) Cfr. P. A. BUXTON (1917) et G. C. CRAMPTON (1920).

caractérisée par la présence, à partir généralement de l'avant-dernier stade larvaire (9), de part et d'autre du clypeus (CL), d'une paire de régions étroites, généralement appelées adfrontales, mais qui représentent en réalité le front (FR), ainsi que le prouve la musculature (R. E. SNODGRASS, 1935; G. F. FERRIS, 1943; J. R. T. SHORT, 1951). Le clypeus est moins étendu, les antennes et les stemmates plus rapprochés encore des mandibules.

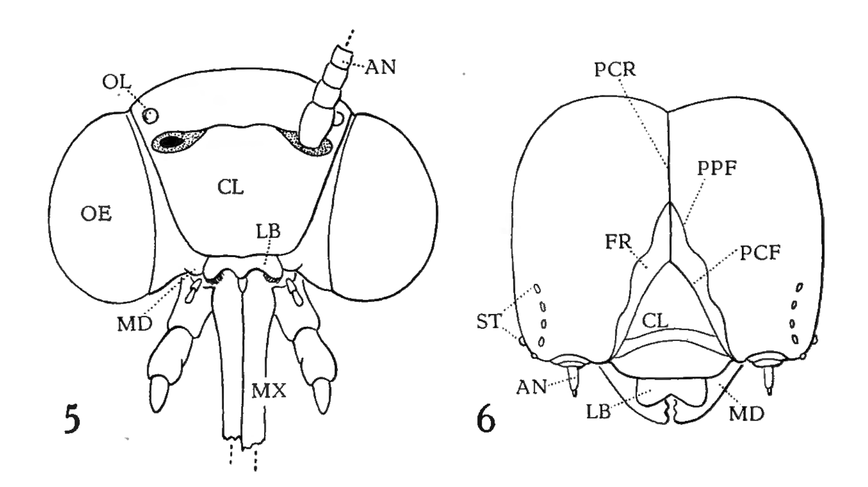


Fig. 5-6. — Lépidoptère, capsule céphalique vue de face (adapté de J. BOURGOGNE, 1951).

5. — Adulte. 6. — Larve.

Comme chez les Trichoptères, on constate chez la larve des Lépidoptères la présence de fortes mandibules (MD) mues par des muscles puissants, le développement à peine ébauché des antennes (AN), quelques ommatidies seulement des yeux (ST) et l'absence d'ocelles; mais il y a déjà une ébauche de front (FR). Chez l'adulte, très comparable à celui des Phryganes, les mandibules sont très réduites, voire absentes, tandis que le front (FR), les antennes (AN), les yeux (OE) et les ocelles latéraux (OL) sont bien développés. Quant à l'ocelle médian, il semble avoir été éliminé en vertu de l'accroissement secondaire du clypeus (CL).

De ces quelques faits, nous pouvons déduire que, de même que chez les Trichoptères, il existe, chez les Lépidoptères, entre les structures oculo-antennaires d'une part, les structures mandibulaires d'autre part, une proportionnalité inverse, qui sera modifiée au cours du développement postembryonnaire. Mais cette modification, qui, chez les Trichoptères, se produit à la nymphose, se manifeste ici déjà au cours de la vie larvaire, au moment où apparaissent les aires adfrontales. Notons que chez la plupart des Lépidoptères et des Trichoptères adultes, les mandibules sont

(9) Cfr. L. B. RIPLEY (1923) et H. E. HINTON (1948).

atrophiées, et il est vraisemblable que l'absence des ocelles et de la région médiane du front chez les papillons est en rapport direct avec un développement particulier du clypeus. En effet, les muscles cibariaux, qui interviennent dans la succion des aliments, sont ici fortement développés.

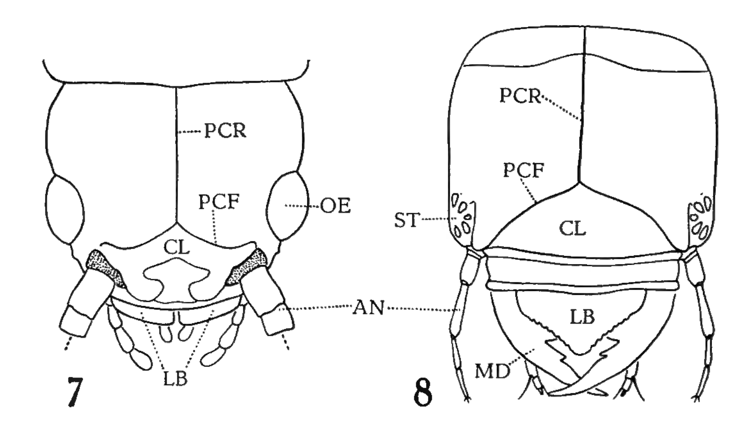


Fig. 7-8. — *Sialis flavilatera* LINNÉ (Mégaloptère), capsule céphalique vue de face (adapté de H. RÖBER, 1941).

7. — Adulte. 8. — Larve.

Comme chez les Trichoptères et les Lépidoptères, on constate que la larve sialidienne n'a ni front ni ocelles, et que ses yeux (ST) et antennes (AN) sont peu développés, en corrélation avec un fort développement des mandibules. Mais cette proportionnalité inverse ne se modifie pas chez *Sialis* au cours de la vie postembryonnaire; l'adulte conserve une structure « larvaire ».

Voyons maintenant ce qui existe dans le cas d'un Névroptère (s.l.) tel que *Sialis* (fig. 7-8) (10). Les mandibules sont puissantes et leurs muscles adducteurs fortement développés à tous les stades, tandis que le front et les ocelles manquent, et que les yeux composés et les antennes sont très proches de l'articulation mandibulaire (11). J'en déduis qu'ici la tête de l'adulte reste en quelque sorte larvaire, la proportionnalité inverse entre structures mandibulaires et oculo-antennaires persistant inchangée durant toute la vie postembryonnaire.

(10) Ces figures, empruntées à H. RÖBER (1941), qui les a établies à un point de vue descriptif, peuvent servir pour le but ici poursuivi.

(11) Malgré ce qu'en dit R. GEIGY (1937, p. 150), il est vraisemblable que, de même que chez les autres holométaboles (cfr. A. LAMEERE, 1899, p. 631), les yeux larvaires n'ont rien à voir dans la formation de ceux de l'adulte. L'absence de front et la réduction des régions oculaires n'influencent que la position des yeux, et non leur métamorphose.

Résumé.

De tout ce qui précède, on peut déduire les propositions générales suivantes :

1) chez des larves de divers insectes à métamorphoses complètes (Névroptères, Trichoptères, Lépidoptères) et, probablement, chez toutes les larves eucéphales d'holométaboles, la tête est caractérisée non seulement par l'absence du front (G. F. Ferris, E. F. Cook), mais aussi par un arrêt de développement plus ou moins radical des autres structures appartenant au « segment oculo-antennaire » (sensu G. F. Ferris);

2) par contre, on constate un remarquable développement non pas des régions oculaires (« ocular lobes », G. F. Ferris), mais de la région dorsale du segment mandibulaire et des muscles qui meuvent ses appendices;

3) lorsque s'achève le développement postembryonnaire, les régions, qui n'étaient pas développées jusqu'alors, apparaissent, entraînant une réduction générale des structures mandibulaires;

4) cette inversion des proportions relatives entre les différentes régions peut se produire à la nymphose (Trichoptères) ou débuter déjà au cours de la vie larvaire (Lépidoptères); parfois la vie s'achève sans qu'elle s'effectue (« Névroptères » Sialides).

Index Bibliographique.

Bourgogne, J.

1951. *Ordre des Lépidoptères.* (in Grassé, P. P., Traité de Zoologie, X, 1, pp. 174-448, 427 figs., 3 pls. col.)

Buxton, P. A.

1917. *On the Protocerebrum of Micropteryx (Lepidoptera).* (Trans. Ent. Soc. London, 1917-1918, p. 112.)

Cook, E. F.

1943. *The heads of some Coleoptera.* (Microentomology, VIII, 1, p. 25.)

1944. *The morphology and musculature of the labium and clypeus of insects.* (Loc. cit., IX, 1, p. 1.)

Crampton, G. C.

1920. *External anatomy of lower Lepidoptera and Trichoptera.* (Psyche, XXVII, p. 23.)

1921. *The sclerites of the head, and the mouthparts of certain immature and adult insects.* (Ann. Ent. Soc. Amer., XIV, p. 65.)

Ferris, G. F.

1942. *Some observations on the head of insects.* (Microentomology, VII, 2, p. 25.)

1943. *The basic material of the insect cranium.* (Loc. cit., VIII, 1, p. 8.)

1944. *On certain evolutionary tendencies in the head of insects.* (Loc. cit., IX, 2, p. 78.)

GEIGY, R.
1937. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria L.* (Bull. Soc. Ent. Suisse, XVII, p. 144.)

HENSON, H.
1946. *Thoretical aspects of insects metamorphosis.* (Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., XXI, p. 1.)

NIELSEN, A.
1942. *Ueber die Entwicklung und Biologie der Trichopteren.* (Arch. Hydrobiol., Suppl. XVII, p. 255.)

RIPLEY, L. B.
1923. *The external morphology and postembryology of noctuid larvae.* (Illinois Biol. Monographs, VIII, p. 249.)

RÖBER, H.
1941. *Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von Sialis flavilatera.* (Zool. Jahrb., Anat., LXVII, p. 61.)

SCHMITT, J. B.
1938. *The feeding mechanism of adult Lepidoptera.* (Smiths. Miscell. Coll., XCVII, 4, p. 1.)

SHORT, J. R. T.
1951. *Some aspects of the morphology of the insect head as seen in the Lepidoptera.* (Proc. R. Ent. Soc. London, A, XXVI, p. 77.)

SNODGRASS, R. E.
1928. *Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages.* (Smiths. Miscell. Coll., LXXXI, 3, p. 1.)
1932. *Evolution of the insect head and the organ of feeding.* (Annual Rept. Smiths. Inst., 1931, p. 443.)
1935. *Principles of Insect Morphology.* (N. Y. & London, McGraw-Hill.)
1947. *The insect cranium and the « epicranial suture ».* (Smiths. Miscell. Coll., CVII, 7, p. 1.)

ZADDACH, G.
1854. *Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. I. Die Entwicklung des Phryganideneies.* (Berlin, Reimer).

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3